

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2019.50637

金泉, 李鹏鹏, 张瑞花, 尹黎燕. 水菜花异形叶片叶绿素荧光特征与 HCO_3^- 利用能力的研究[J]. 植物科学学报, 2019, 37(5): 637-643
Jin Q, Li PP, Zhang RH, Yin LY. Chlorophyll fluorescence characteristics and HCO_3^- utilization capability of heteromorphic leaves of *Ottelia cordata*[J]. Plant Science Journal, 2019, 37(5): 637-643

水菜花异形叶片叶绿素荧光特征与 HCO_3^- 利用能力的研究

金泉, 李鹏鹏, 张瑞花, 尹黎燕*

(海南大学生命科学与药学院, 热带生物资源教育部重点实验室, 海口 570228)

摘要: 以生长发育过程中具有异形叶的水生植物水菜花(*Ottelia cordata* (Wall.) Dandy)为材料, 利用叶绿素荧光技术和 pH-漂移(pH-drift)实验测定具有两型叶片的水菜花正常沉水叶(submerged leaves, S)、正常浮水叶(floating leaves, F)、处于淹没状态的浮水叶(submerged floating leaves, SF)以及只有浮水叶植株的浮水叶(floating leaves only, OF)的叶绿素荧光特征与 HCO_3^- 利用能力。快速光曲线分析结果显示: 沉水叶(S)的相对电子传递速率($rETR$)显著低于其他类型的叶片, 且随着光强的增强, 差异增大; 由光化学引起的荧光淬灭 q_p 、潜在最大电子传递速率($rETR_{max}$)、半饱和光强(E_k)等指标均为沉水叶(S)显著低于浮水叶(F)。沉水叶(S)与淹没状态的浮水叶(SF)表征 HCO_3^- 利用能力的 C_T/Alk 值显著低于两种浮水叶(F和OF)。研究结果表明水菜花成年期的浮水叶比幼年期的沉水叶具有更高的光合效率, 并且更适合在高光强下生长; 当水位发生波动时被淹没的浮水叶会增强对 HCO_3^- 的利用能力以适应淹水低浓度 CO_2 环境。

关键词: 水菜花; 异形叶; 叶绿素荧光; 无机碳利用策略; 适应性

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2019)05-0637-07

Chlorophyll fluorescence characteristics and HCO_3^- utilization capability of heteromorphic leaves of *Ottelia cordata*

Jin Quan, Li Peng-Peng, Zhang Rui-Hua, Yin Li-Yan*

(Key Laboratory of Tropical Biological Resources of Ministry of Education, School of Life and Pharmaceutical Sciences, Hainan University, Haikou 570228, China)

Abstract: *Ottelia cordata* (Wall.) Dandy, a species with heteromorphic leaves during growth and development, was used as the study material. Chlorophyll fluorescence and pH-drift were used to measure chlorophyll fluorescence characteristics and HCO_3^- utilization capability of different shaped leaves of *O. cordata*: i. e., submerged leaves (S), floating leaves (F), submerged floating leaves (SF), and floating leaves only (OF). Rapid light curve (RLC) results showed that the relative electron transport rate ($rETR$) of submerged leaves (S) was significantly lower than that of the other leaves, and the gap increased with light intensity; photochemical fluorescence quenching (q_p), maximum $rETR$ ($rETR_{max}$), and light-saturation coefficient (E_k) of submerged leaves (S) were also significantly lower than that of floating leaves (F). The C_T/Alk value of submerged leaves (S), which can show HCO_3^- utilization capability, was significantly lower than that of both types of floating leaves (F and OF). These results indicated that the mature floating leaves (F) of *O. cordata* had higher photosynthetic efficiency than juvenile submerged leaves (S), and floating leaves (F) were more adapted to

收稿日期: 2019-03-18, 退修日期: 2019-04-01。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31860101, 31460089)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31860101, 31460089).

作者简介: 金泉(1993-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物逆境生理生态(E-mail: jinq616@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: lyin@163.com)。

high light. These results also suggest that submerged floating leaves (SF) can enhance HCO_3^- utilization capability to adapt to low CO_2 in water.

Key words: *Ottelia cordata*; Heteromorphic leaf; Chlorophyll fluorescence; Inorganic carbon utilization strategy; Adaptability

叶片响应环境条件而改变其形态的现象称为异叶性, 具有异叶性的叶片称为异形叶。一些水生植物在生长发育过程中或在环境改变时会形成异形叶。水生植物异形叶生理特征的研究有助于理解水生植物生活史进程及其对环境的适应策略。然而, 关于水生植物的异形叶的研究仅限于几个物种。研究发现, 异叶水蓼 (*Hygrophila ringens* (L.) R. Brown ex Sprengel) 既可以挺水生存又可以陆地湿生, 且两种环境下的叶片形态差异较大, 升温会让异叶水蓼叶片形态从水生转为陆生, 提高湿度则会让陆生叶片转变为水生形态^[1]。龙舌草 (*Ottelia alismoides* (L.) Pers.) 也具有异形叶, 研究发现龙舌草叶片在不同的生长时期呈现不同的形态, 幼叶呈针状而成熟叶片呈心形^[2]。龙舌草异形叶在水体不同 CO_2 浓度下光合无机碳利用策略不同, 研究表明成熟叶具有更有效的无机碳浓缩机制, 幼叶只有在低浓度 CO_2 下才具有 C4 光合途径, 而成熟叶的 C4 光合能力不受无机碳含量的限制^[3]。

水菜花 (*Ottelia cordata* (Wall.) Dandy) 是水鳖科海菜花属 (*Ottelia*) 多年生沉水植物, 具沉水叶和浮水叶两种异形叶, 1999 年被收录入《国家重点保护野生植物名录 (第一批)》II 级保护物种^[4]; 2004 年被录入《中国物种红色名录》^[5]。全球范围内水菜花分布范围从柬埔寨、泰国、缅甸、越南到中国海南^[6]。水菜花在种子幼苗长成成熟植株的第一年生长披针形沉水叶, 第二年开始长出卵形浮水叶片并开始开花, 此后只更新浮水叶片, 待沉水叶片全部衰败以后以浮水叶根生的方式生活^[7]。本研究以海南省海口市羊山湿地的水菜花为研究材料, 利用叶绿素荧光技术和 pH-漂移法 (pH-drift) 测定同时具有两型叶片的水菜花的正常沉水叶 (submerged leaves, S), 正常浮水叶 (floating leaves, F), 处于淹没状态的浮水叶 (submerged floating leaves, SF), 以及只有浮水叶植株的浮水叶 (floating leaves only, OF) 的叶绿素荧光特征与 HCO_3^- 利用能力, 以期研究自然生境中水菜花异形叶片光合特性的差异及水菜花的环境适应性奠定

理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究材料

研究材料水菜花采集于海南省海口市羊山湿地, 依据样地内水菜花的生活类型, 将水菜花叶片分为 4 组, 包括: 具有两型叶片的水菜花正常沉水叶 (S)、正常浮水叶 (F)、处于淹没状态的浮水叶 (SF) 以及只有浮水叶植株的浮水叶 (OF)。

1.2 实验方法

1.2.1 叶绿素含量测定

称取约 0.3 g 新鲜植物叶片 ($n = 3$), 加入 5 mL 95% 的乙醇, 4℃ 暗处理 24 ~ 48 h, 待叶片几乎无色, 利用分光光度计测定 470 nm (OD_{470})、665 nm (OD_{665}) 和 649 nm (OD_{649}) 处的吸光值, 以 95% 的乙醇溶液为空白对照, 并计算叶绿素 *a* (Chl*a*)、叶绿素 *b* (Chl*b*)、叶绿素 *a/b* 和总叶绿素 (TChl) 的含量^[8,9]。

1.2.2 叶绿素荧光参数测定

叶绿素荧光参数是反应植物光合特性的常用指标。不同类型的水菜花叶片进行 30 min 的暗适应后, 使用 PAM Monitoring (Walz, 德国) 测定其叶绿素荧光参数。首先测定初始荧光 (F_0), 测量光为 $127 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 再由饱和脉冲光测得最大荧光 (F_m), 饱和脉冲光光强为 $3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 再为叶片依次提供 2、27、47、67、92、127、192、287、422、627、822、1152、1502 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的梯度光合有效辐射, 待不同光强下荧光值达到稳定后 (约 10 s), 提供饱和脉冲。打开饱和脉冲前的荧光为 F_t , 最后再次打开饱和脉冲光测得光照下稳定荧光 F_s 和光照状态下的最大荧光 F_m' ; 根据公式计算出 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_p 、NPQ 等参数^[10], 其中 F_v/F_m 是光系统 II 的最大光合效率, 反映了光合机构的潜在最大光能转换效率, 当 F_v/F_m 下降时表明植物受到了胁迫; Φ_{PSII} 是光系统 II 的实际光合效率, 反映了光合机构目前的实际光能转换效率; q_p 是光化学淬

灭，反映了植物光合活性的高低； NPQ 是非光化学淬灭，反映了植物耗散多余光能的能力即光保护能力。计算公式^[11]如下：

$$F_V/F_m = (F_m - F_0)/F_m;$$
$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m';$$
$$q_P = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0');$$
$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'.$$

除计算上述部分数据以外，还根据各个光强下的最大荧光值计算各个光强下的相对电子传递速率 (relative electron transport rate, $rETR$)^[12]，绘制快速光响应曲线，曲线拟合采用 Platt 等^[13] 的公式：

$$rETR = Yield \times PAR \times 0.5 \times 0.84;$$
$$E_k = rETR_{max}/\alpha.$$

式中，Yield 为全部光合量子产量；PAR 为入射到样品的光合有效辐射强度，单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ； E_k 为半饱和光强 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)； $rETR_{max}$ 为无光抑制时的最大相对电子传递速率； α 为初始斜率。

1.2.3 水菜花叶片的 HCO_3^- 利用能力测定

采用 pH-漂移 (pH-drift) 法测定水菜花叶片

HCO_3^- 的利用能力^[14]。取新鲜叶片 0.3 g 左右 ($n = 3$)，轻轻清洗叶片表面泥土和沉积物，将叶片放入 1.0 mmol/L 的碳酸氢钠和碳酸氢钾的混合缓冲液中清洗，然后转移至 30 mL 带玻璃塞的玻璃试管中，加入约 25 mL 的 1.0 mmol/L 的碳酸氢钠和碳酸氢钾的混合溶液，将玻璃试管放入 25℃，光强为 $75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的恒温培养箱中培养 24 h，每 6 h 测定溶液的 pH，直到值不再改变以获得最大 pH 值；同时采用 Gran 滴定测定溶液的碱度^[15,16]，计算溶液中无机碳的量。本研究采用 C_T/Alk 表征沉水植物叶片利用 HCO_3^- 能力的强弱^[17]。

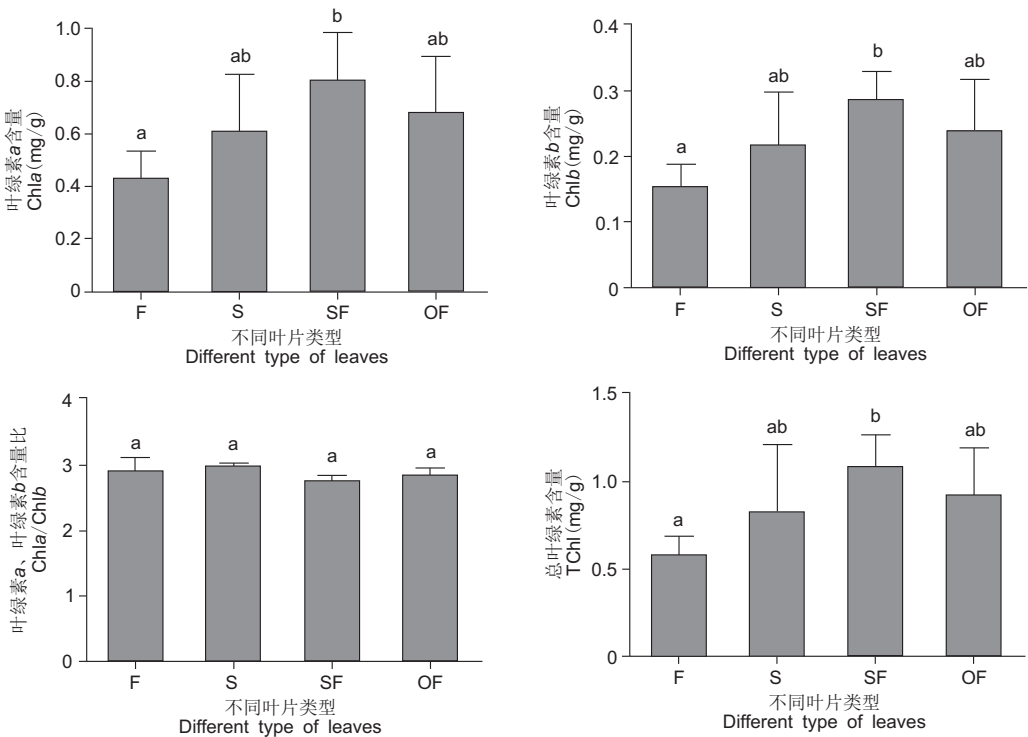
1.3 数据处理

本研究中所有数据均用平均值 ± 标准差表示。利用 SPSS 20 软件进行单因素方差分析 (one-way ANOVA)，如果 $P < 0.05$ ，使用 Tukey 检验进行多重比较。基于 R 3.4.1 软件对本实验得到的数据进行快速光曲线 (RLC) 拟合。

2 结果与分析

2.1 不同类型叶片的叶绿素含量

本研究发现 (图 1)，在 4 种类型的叶片中，SF



不同小写字母表示不同叶片类型之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。
Different letters mean significant differences ($P < 0.05$) among leaf types. Same below.

图 1 各种类型叶片的光合色素含量

组叶绿素 *a*、*b* 含量和总叶绿素含量均最高，并且显著高于 F 组 ($P < 0.05$)。

2.2 不同类型叶片的叶绿素荧光参数

研究结果显示(图 2)，处于淹水状态下的 S 组与 SF 组的最大光量子产量 F_v/F_m 值之间无显著差异 ($P > 0.05$)，但都要显著高于浮水的 F 组的 F_v/F_m 值 ($P < 0.05$)。各类型叶片的实时量子产量 Φ_{PSII} 值无显著差异。

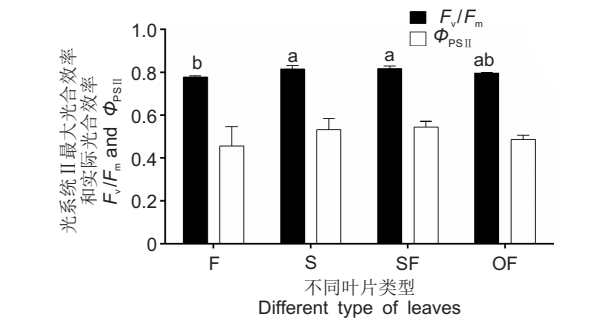
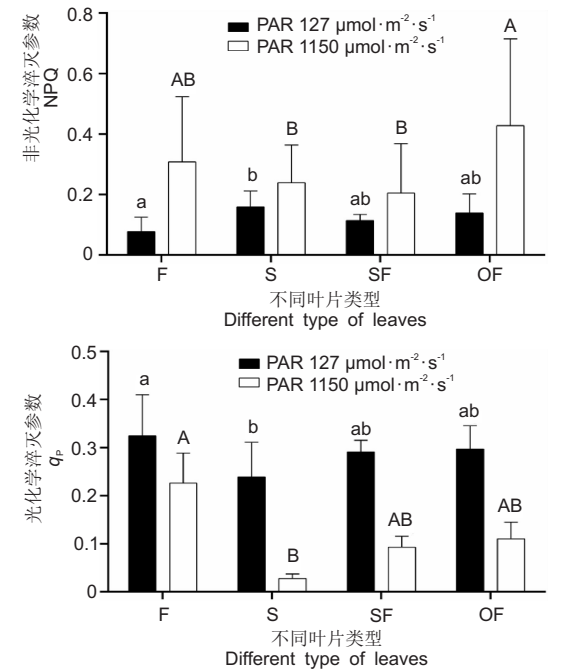


图 2 各类型叶片光系统 II 最大光合效率和实际光合效率
Fig. 2 F_v/F_m and Φ_{PSII} of different types of leaves

研究发现(图 3)，在低光强 ($PAR = 127 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和高光强 ($PAR = 1150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下，由光化学引起的荧光淬灭 q_p 都是 F 组最高，S 组最低，且两组之间有显著差异 ($P < 0.05$)；低光强 ($PAR = 127 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下，S 组由非光化学引起的荧光淬灭 NPQ 值显著高于 F 组，而高光强 ($PAR = 1150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下，S 组的 NPQ 值低于 F 组，但两者无显著差异 ($P > 0.05$)。在低光 ($0 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的情况下，S 组的 q_p 值下降显著快于其余 3 组 ($P < 0.05$)，随着光强的增大，S 组受到的光抑制作用明显(图 4)。

快速光曲线可以直观表征叶片光合能力随着光强增加的变化情况。本研究发现(图 5)，S 组首先出现了光饱和现象，随后出现了光抑制的现象， $rETR$ 值显著低于其他组 ($P < 0.05$)，当光强超过 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，S 组的 $rETR$ 值只有其他组的 $1/4 \sim 1/6$ 。在光合有效辐射 (PAR) 为 $0 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，SF 组相对电子传递速率 ($rETR$) 与 F 组无显著差异，随着 PAR 增强，SF 组的 $rETR$ 值显著低于 F 组。

快速光曲线参数中， α 表示快速光曲线斜率， $rETR_{\text{max}}$ 为潜在最大电子传递速率， E_k 为半饱和光强。本研究中，4 组叶片 α 值无显著差异；S 组的 $rETR_{\text{max}}$ 显著低于 F 组 ($P < 0.05$)，同时 OF 组的



不同小写字母表示在低光条件下不同叶片类型之间差异显著，不同大写字母表示在高光条件下不同叶片类型之间差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lower-case and upper-case letters mean significant differences ($P < 0.05$) among leaf types under PAR at 127 and $1150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively.

图 3 不同类型叶片在低光和高光下的荧光参数
Fig. 3 Fluorescence parameters of different types of leaves under high and low light conditions

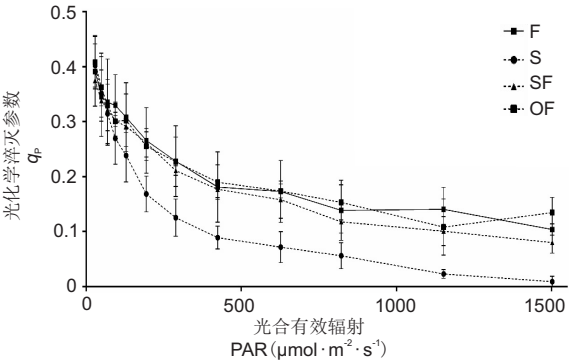


图 4 各类型叶片在各个光强下的光化学淬灭参数
Fig. 4 q_p of various types of leaves at various PARs

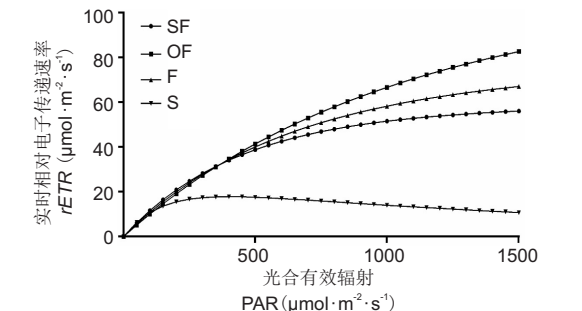


图 5 不同类型叶片快速光响应曲线
Fig. 5 RLC of different types of leaves

$rETR_{\max}$ 显著高于 S 组，而 SF 组 $rETR_{\max}$ 与 F 组无显著差异(表 1)。

表 1 不同类型叶片的快速光曲线参数
Table 1 RLC parameters of different types of leaves

叶片类型 Leaves type	初始量子效率 α	最大实时相对 电子传递速率 $rETR_{\max}$	半饱和光强 E_k ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
F	0.116 ± 0.051	71.6 ± 13.6ab	691.9 ± 267.8a
S	0.154 ± 0.061	25.1 ± 5.1c	176.9 ± 58.8b
SF	0.125 ± 0.024	62.7 ± 1.3b	512.2 ± 97.2ab
OF	0.107 ± 0.022	92.5 ± 16.1a	896.1 ± 264.7a

注：不同字母表示不同叶片类型之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。
Note: Data with different letters are significantly different ($P < 0.05$). Same below.

2.3 不同类型叶片 HCO_3^- 利用能力

Final Alk 值表示测量体系中最终的碱度值；Max pH 值表示测量结束时体系的最大 pH 值； C_T 、 CO_2 、 HCO_3^- 分别表示体系中剩余的总无机碳含量、 CO_2 含量和 HCO_3^- 含量； $\text{C}_\text{T}/\text{Alk}$ 是 C_T 与 Alk 的比值，表征了沉水植物 HCO_3^- 的利用能力(表 2)。本研究发现，4 种类型叶片的 Max pH 值都大于 10，表明他们都具有利用 HCO_3^- 的能力。S 组的 $\text{C}_\text{T}/\text{Alk}$ 值显著低于 F 组和 OF 组，表明 S 组具有更强的 HCO_3^- 利用的能力。同样，SF 组的 $\text{C}_\text{T}/\text{Alk}$ 值极显著低于 F 组 ($P < 0.01$)。

3 讨论

3.1 水菜花异形叶叶绿素荧光特征与 HCO_3^- 利用能力的比较

本研究发现，水菜花两种浮水叶(F 和 OF)之间光合特性无显著差异，而沉水叶(S)与两种浮水叶(F 和 OF)的光合特性之间具有显著差异。
快速光曲线结果显示，沉水叶(S)的 $rETR$ 值显著低于其他组，当光强超过 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，S 组的 $rETR$ 值只有其他组的 1/4 ~ 1/6；在

低光强 ($\text{PAR} = 127 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和高光强 ($\text{PAR} = 1150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下，由光化学引起的荧光淬灭 q_p 都是 F 组最高，S 组最低，且两组之间有显著差异。这些结果表明沉水叶(S)比浮水叶(F)具有更高的光合能力，浮水叶(F)在高光条件下具有更高的光合能力，而沉水叶(S)在弱光条件下具有更高的光合效率。这可能是由于叶片生境不同导致的，沉水叶(S)位于水下，接收到的光合有效辐射较少^[18]；而浮水叶(F、OF)长期处于水面以上，接受的光合有效辐射显著高于沉水叶，所以浮水叶通常具有高光条件下的高光合能力。这一结论与陆生植物中冠层树种和林下树种的差异类似。研究表明，刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)、朴树(*Celtis sinensis* Pers.)、构树(*Broussonetia papyrifera* (L.) L’Heritier ex Ventenat)、女贞(*Ligustrum lucidum* Ait.)、香樟(*Cinnamomum camphora* (L.) Presl)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla* (Lindl. et Paxton) Schottky) 和胡颓子(*Elaeagnus pungens* Thunb.) 7 个树种中，林下树种的叶绿素含量显著低于冠层各树种，通过叶绿素荧光参数的比较发现林下树种的耐高光能力显著低于冠层树种^[19]。

水中的 HCO_3^- 是许多水生植物重要的无机碳源^[20]。可以利用 HCO_3^- 的沉水植物通常在高浓度(1.0 mmol/L)和低浓度(0.1 mmol/L)的无机碳环境中都可以进行稳定的光合作用^[18,21]。本研究 pH-drift 实验结果表明，水菜花的 3 种异形叶片都具有 HCO_3^- 利用能力，但是沉水叶(S)的 HCO_3^- 利用能力显著强于两种浮水叶(F 和 OF)。这可能是由于水中的 CO_2 传输速率大概是大气中的万分之一，且沉水叶片周边有一层静水层延缓了 CO_2 传输等原因导致了植物在水体中受到 CO_2 胁迫^[22]，所以沉水叶需要利用水中的 HCO_3^- 以补充其环境中自由态 CO_2 的不足。

表 2 各种类型叶片利用 HCO_3^- 的能力
Table 2 Ability of each type of leaves to utilize HCO_3^-

叶片类型 Leaves type	最终碱度 Final alk (mmol/L)	最大 pH Max pH	总碳 C_T (mmol/L)	自由态 CO_2 CO_2 (nmol/L)	HCO_3^- 浓度 (mmol/L)	总碳与碱度比 $\text{C}_\text{T}/\text{Alk}$
F	1.15 ± 0.08a	10.37 ± 0.10	0.53 ± 0.06 a	0.02 ± 0.01	0.18 ± 0.04	0.46 ± 0.04 a
S	0.66 ± 0.11b	10.28 ± 0.10	0.28 ± 0.10 b	0.01 ± 0.01	0.12 ± 0.06	0.42 ± 0.10 b
SF	1.20 ± 0.10b	10.51 ± 0.08	0.48 ± 0.07 a	0.01 ± 0.00	0.13 ± 0.03	0.40 ± 0.04 b
OF	1.19 ± 0.09b	10.30 ± 0.07	0.59 ± 0.04 a	0.02 ± 0.01	0.22 ± 0.02	0.50 ± 0.03 a

3.2 淹水对水菜花浮水叶片叶绿素荧光特征与 HCO_3^- 利用能力的影响

处于淹没状态的浮水叶(SF)叶绿素 *a*、*b* 的含量和总叶绿素含量均显著高于正常浮水叶(F)。表明浮水叶在淹水状态下能通过提高叶绿素的含量来应对淹水条件下光强等的变化。 F_v/F_m 可以反映出植物光系统受损伤的程度。研究表明,沉水植物健康叶片的 F_v/F_m 值范围为 0.6 ~ 0.8, 其中杉叶藻(*Hippuris vulgaris* L.) F_v/F_m 值范围为 0.64 ~ 0.74; 水苦荬(*Veronica undulata* Wall.) 为 0.70 ~ 0.79^[23]; 黑藻(*Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle)、穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.)、苦草(*Vallisneria spiralis* L.) 和竹叶眼子菜(*Potamogeton wrightii* Morong) F_v/F_m 值范围均在 0.7 左右^[24]。本研究中,处于淹没状态的浮水叶(SF)的 F_v/F_m 值为 0.79, 表明淹没并未损伤浮水叶的光系统; 在光合有效辐射(PAR)为 0 ~ 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, SF 组相对电子传递速率($rETR$)与 F 组无显著差异,随着 PAR 增强, SF 组的 $rETR$ 值显著低于 F 组。该研究结果表明,淹水可能使水菜花的浮水叶片在高光下的光合作用效率下降。pH-drift 实验结果表明,处于淹没状态的浮水叶(SF)的 HCO_3^- 利用能力显著强于浮水叶(F),其原因与上述 S 组的 C_T/Alk 值显著低于 F 组和 OF 组的研究结果一致,表明当水位发生波动时,被淹没的浮水叶会增强对 HCO_3^- 的利用能力以适应淹水低浓度 CO_2 环境。

综上所述,水菜花沉水叶(S)比浮水叶(F)具有更高的光合能力,浮水叶(F)在高光条件下具有更高的光合效率,沉水叶(S)在弱光条件下具有更高的光合效率。为适应水中的低 CO_2 浓度,水菜花沉水叶(S)比两种浮水叶片(F、OF)具有更强的 HCO_3^- 利用能力。同样,处于淹没状态的浮水叶(SF)能通过显著增强 HCO_3^- 利用能力以适应淹水的低浓度 CO_2 环境。

参考文献:

- [1] Li GJ, Hu SQ, Yang JJ, Schultz EA, Clarke K, Hou HW. Water-Wisteria as an ideal plant to study heterophylly in higher aquatic plants[J]. *Plant Cell Rep*, 2017, 36(8): 1225–1236.
- [2] 茹剑. 东北水鳖科 3 种植物形态学研究及其分类学意义(Hydrocharitaceae)[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2013.
- [3] Huang WM, Shao H, Zhou SN, Zhou Q, Fu WL, et al. Different CO_2 acclimation strategies in juvenile and mature leaves of *Ottelia alismoides* [J]. *Photosynth Res*, 2018, 138(2): 219–232.
- [4] 中华人民共和国国务院公报. 国家重点保护野生植物名录(第一批)[R/OL]. (1999–09–09) [2019–08–06]. http://www.gov.cn/gongbao/content/2000/content_60072.htm.
- [5] 汪松, 解森. 中国物种红色名录: 第 1 卷[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [6] 何景彪, 孙祥钟, 钟扬, 黄德世. 海菜花属的分支学研究[J]. 武汉植物学研究, 1991, 9(2): 121–129.
He JB, Sun XZ, Zhong Y, Huang DS. Study on the branches of the genus *Camellia* [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1991, 9(2): 121–129.
- [7] He JB, Sun ZZ. *Ottelia emersa* Z. C. Zhao et R. L. Luo (Hydrocharitaceae): a synonym of *O. cordata* (Wallich) Dandy [J]. *Aquat Bot*, 1990, 36(4): 395–398.
- [8] Jiang HS, Li M, Chang FY, Li W, Yin LY. Physiological analysis of silver nanoparticles and AgNO_3 toxicity to *Spirodela polyrrhiza* [J]. *Environ Toxicol Chem*, 2012, 31(8): 1880–1886.
- [9] Maberly SC, Spence DHN. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants [J]. *J Ecol*, 1983, 71(3): 705–724.
- [10] Rohacek K. Chlorophyll fluorescence parameters. The definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships [J]. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 13–29.
- [11] Cohen I, Neori A. Ulva lactuca biofilters for marine fishpond effluents. I. Ammonia uptake kinetics and content [J]. *Bot Mar*, 1991, 34(6): 475–482.
- [12] Platt T, Gallegos CL, Harrison WG. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton [J]. *J Mar Res*, 1980, 38(4–6): 687–701.
- [13] Brain RA, Solomon KR. A protocol for conducting 7-day daily renewal tests with *Lemna gibba* [J]. *Nat Protoc*, 2007, 2(4): 979–987.
- [14] Maberly SC, Madsen TV. Freshwater angiosperm carbon concentrating mechanisms: processes and patterns [J]. *Funct Plant Biol*, 2002, 29(3): 393–405.
- [15] 李伟, 尹黎燕. 沉水植物光合作用测定的电化学方法[J]. 武汉植物学研究, 2008, 26(1): 99–103.
Li W, Yin LY. The Electrochemical methods measuring photosynthesis of submerged macrophytes [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2008, 26(1): 99–103.
- [16] 陈润政, 黄上志, 宋松泉. 植物生理学[M]. 广州: 中山大学出版社, 1998.
- [17] Maberly SC, Gontero B. Ecological imperatives for aquatic carbon dioxide-concentrating mechanisms [J]. *J Exp Bot*, 2017, 68(14): 3797–3814.
- [18] 张艺之. 沉水植物龙舌草和海菜花无机碳利用策略的研究

- [D]. 武汉: 中国科学院武汉植物园, 2014.
- [19] 孙卿. 上海新江湾城半自然植物群落主要树种光合生理生态研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2008.
- [20] Cook CDK. Aquatic Plant Book [M]. Netherlands: SPB Academic Pub, 1996.
- [21] Prins HBA, Elzenga JTM. Bicarbonate utilization: function and mechanism[J]. *Aquat Bot*, 1989, 34(1-3): 59-83.
- [22] Raven JA. Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis[J]. *Bio Rev*, 1970, 45: 167-221.
- [23] 高丽楠. 九寨沟 2 种沉水植物叶绿素荧光特性比较[J]. 浙江农业学报, 2017, 29(6): 951-958.
- Gao LN. Comparison of chlorophyll fluorescence characteristics between two submerged macrophytes in Jiuzhaigou National Nature Reserve[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2017, 29(6): 951-958.
- [24] Jiang HS, Zhang YZ, Yin LY, Li W, Jin Q, *et al.* Diurnal changes in photosynthesis by six submerged macrophytes measured using fluorescence[J]. *Aquat Bot*, 2018, 149: 33-39.

(责任编辑: 周 媛)

欢迎订阅 2020 年《植物科学学报》

双月刊 大 16 开 国内定价 50 元 全年 300 元

邮发代号 38-103(国内) BM872(国外)

刊号 CN 42-1817/Q ISSN 2095-0837

《植物科学学报》是中国科学院主管、中科院武汉植物园主办、科学出版社出版、国内外公开发行的植物学综合性学术期刊, 主要刊载植物学及各分支学科的原始研究论文。**栏目设置:**系统与进化、生态与生物地理、遗传与育种、生理与发育、资源与植物化学、技术与方法、专题综述、研究快报、学术讨论、重要书刊评介和学术动态等。**读者对象:**科研院所和高等院校从事植物科学研究的科研人员、教师 and 研究生, 以及相关学科、交叉学科的科技工作者。

《植物科学学报》为中国自然科学核心期刊, 已被中国科学引文数据库核心库(CSCD)、《中文核心期刊要目总览》(北大)、中国科技论文与引文数据库(中信所)、中国生物学文献数据库、中国核心期刊(遴选)数据库、中国知识资源总库《中国科技期刊精品数据库》、中国期刊全文数据库、《中国药学文摘》、美国《化学文摘》、美国《生物学文摘》、美国《剑桥科学文摘: 自然科学》、俄罗斯《文摘杂志》、日本《科学技术文献速报》、英国《国际农业与生物科学研究中心》(文摘)、波兰《哥白尼索引》、万方数据——数字化期刊群、中国学术期刊(光盘版)、超星期刊域出版平台和中文科技期刊数据库等国内外检索期刊、数据库作为核心期刊或统计源期刊收录。本刊相继获全国优秀科技期刊奖、中国科学院优秀期刊奖、湖北省优秀期刊奖。

本刊网站和远程稿件管理系统(<http://www.plantscience.cn>)面向扩大读者和作者开放, 所有过刊及现刊全部上网, 欢迎广大新老作者和读者在线投稿、查询下载引用过刊, 继续关注和支持本刊。

订阅方式: ①全国各地邮局均可订阅(邮发代号: 38-103); ②通过科学出版社期刊发行部购买(电话 010-64017032, 64017539); ③网上购买(搜淘宝店、微店店铺名称: 中科期刊); ④直接与本刊编辑部联系订阅(免收邮挂费)。

通讯地址: 武汉市东湖高新区九峰一路 201 号中科院武汉植物园《植物科学学报》编辑部, 邮编: 430074, 电话: 027-87700820。

E-mail: editor@wbgcas.cn; zwkxbjb@wbgcas.cn; <http://www.plantscience.cn>

欢迎赐稿! 欢迎订阅!